С увеличением степени проточности воды возрастает численность особей, летающих во вторую половину сезона, и соответственно уменьшается численность особей, летающих в первую половину сезона, и наоборот.

Установлено, что массовые виды стрекоз могут достигать довольно высокой численности: равнокрылые (*I. fountainei*) до 62 особей на 10 м², разнокрылые (*C. erythraea*) до 7 особей на 10 м².

Белышев Б. Ф. Стрекозы Сибири.— Новосибирск : Наука, 1974.— Т. 2, ч. 3.— 350 с.

Коли Г. Анализ популяций позвоночных.— М. : Мир, 1979.— 362 с.

Попова А. Н. Личинки стрекоз фауны СССР (Odonata).— М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1953.— 234 с.

Харитонов А. Ю. Стрекозы Урала и Зауралья: Автореферат дис. ... канд. биол. наук.— Новосибирск, 1975.— 25 с.

Харитонов А. Ю., Борисов С. Н. Diplacodes Kirby — новый для фауны СССР род стрекоз (Odonata, Lbellulidae) // Энтомол. обозрение.— 1981.— **60**, вып. 3.— С. 604—606.

Corbet P. S. An adult population study of Pyrrhosoma nymphula (Sulzer): (Odonata: Coenagrionidae) // T. animal. Ecology.— 1952.— **21**, N 2.— P. 206—222.

Parr M. T. Comparative studies of Coenagriid (Odonata) population ecology // Tp. XIII междунар. энтомол. конгр. (Москва, август 1968 г.). — Л., 1972. — Т. 1.— С. 540—541.

Институт зоологии и паразитологии
им. Е. Н. Павловского АН ТаджССР

Получено 21.02.84

УДК 595.796 : 591.185.1

Л. И. Францевич, В. В. Золотов

ОРИЕНТАЦИЯ МУРАВЬЯ-БЕГУНКА (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) НА ВЕРТИКАЛЬНЫХ СТЕНАХ

В предыдущей статье (Францевич, Золотов, 1986) мы показали, что насекомые, преодолевая неровности рельефа, продолжают ориентироваться зрительно и учитывают смещение ориентиров в поле зрения в соответствии с наклоном тела в поле силы тяжести. На наклонных поверхностях они сохраняют курс, близкий к компасному (компасный курс на наклонной поверхности — это курс, проекция которого на горизонтальную плоскость есть прямое продолжение направления движения на горизонтальной плоскости). Особенности ориентации на наклонной поверхности проявляются тем резче, чем круче наклон. Поэтому интересно было бы поставить опыты на насекомых, для которых вертикальная поверхность является естественной средой обитания.

Район Киева находится на северной границе ареала муравья-бегунка *Cataglyphis aenescens* Nyl. Здесь гнезда бегунка встречаются в лессовых обрывах, обращенных к югу. В солнечную погоду муравьи собирают корм на стене и не переходят на более пологие склоны, заросшие травой. Надежно установлено, что в ровной пустынной местности бегунки *C. bicolor* Fabr. и *C. setipes* Forel для возврата в гнездо пользуются Солнцем, поляризованным светом неба и местными оптическими ориентирами (Santschi, 1911; Францевич и др., 1976; Wehner, Räber, 1979).

Мы выясняли, какими ориентирами пользуются муравьи на стене и насколько верно они могут выбрать курс для возврата в гнездо при изменении наклона поверхности.

Методика. Обрыв был обращен к юго-юго-западу (азимут нормали к стене 198°). Вход в гнездо находился на крутом склоне под вертикальной стеной; вынос входа перед плоскостью стены составлял 8 см. Деревья росли на противоположном склоне и против устья оврага. В стене вырезали ниши над гнездом, сбоку или в косом направлении от входа и устанавливали в них вертикально плоские платформы. Бегунков отводили к кормушкам на платформе или на стене. Кормом служили куколки муравьев *Lasius alienus*. В то время как муравей брал корм, платформу могли повернуть на 90° вокруг одной из осей. Курсы муравьев регистрировали на платформе по шкалам, на стене — угломером с отвесом («пчелиный компас» К. Ф. Фриша).

Данные о распределении курсов движения или об отклонении курсов от направлений, принятых в соответствии с определенными гипотезами, обработаны методами статистики угловых наблюдений (Мардиа, 1978).

Результаты. Мы зарегистрировали 762 направления движения у бегунков, возвращающихся в гнездо.

Бегунок, впервые нашедший добычу в новом месте, направлялся по стене к гнезду с большой ошибкой: для 63 начальных уходов средний вектор направления возврата составлял 0,643, ему соответствовало средне-квадратичное отклонение около ±55°. Направление конечного отрезка пути перед обнаружением добычи сильно влияло на выбор направления возврата.

После часа подкормки на одном и том же месте и нескольких экскурсий за кормом веер направлений возврата значительно сужался: средне-квадратичное отклонение уменьшалось до ±8—20°.

После переноса в момент взятия корма на новое место в 30—50 см от гнезда бегунки уходили в прежнем компасном направлении возврата (рис. 1). Пройдя в этом направлении путь, близкий к расстоянию от первой кормушки до гнезда, они переходили к круговому поиску.

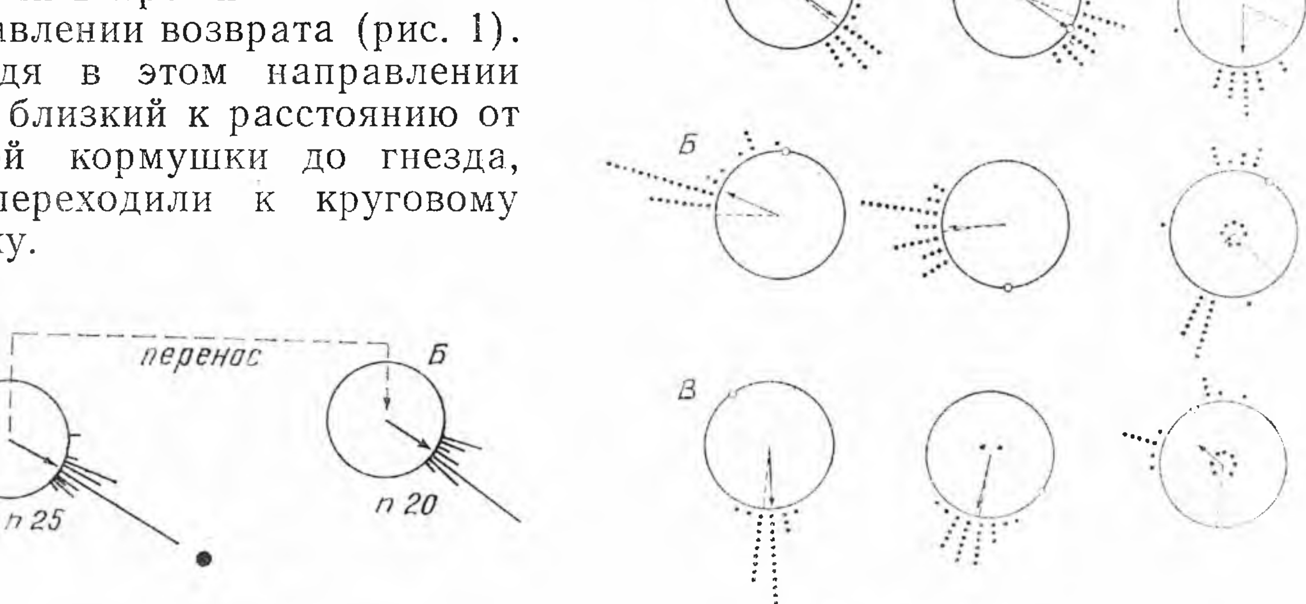


Рис. 1. Распределение курсов возврата у муравьев *Cataglyphis aenescens* от места подкормки (*А*) и после переноса (*Б*). Черная точка — вход в гнездо.

Рис. 2. Распределение курсов возврата у *Cataglyphis aenescens* из трех мест подкормки (*А—В*). Ориентация плоскости платформы показана зачерненной гранью кубика. Пунктир — составляющая вектора возврата. Светлая точка на окружности — угловое положение Солнца. Точка внутри окружности — дезориентированные особи. Стрелка — значимый средний вектор.

Вход в гнездо не имел заметных оптических признаков. Часто муравьи проходили буквально в нескольких миллиметрах от входа и теряли десятки минут в случайных поисковых блужданиях.

Затенение возвращающихся муравьев и освещение отраженным от зеркала солнечным лучом в измененном направлении показало, что бегунки не пользуются Солнцем как единственным ориентиром (табл. 1).

Таблица 1. Проверка гипотез об ориентации муравьев-бегунков при изменении зеркалом направления солнечного освещения

Вариант опыта	*n*	Значения статистических параметров для гипотез о сохранении					
		прежнего курса			солнечного азимута		
		r	δ	$P_0(\delta)$	*r*	δ	$P_0(\delta)$
Муравьи, впервые нашедшие корм	50	**0,315**	**170,6**	1 %	0,178	—	—
Муравьи, знакомые с маршрутом	123	**0,543**	**—6,2**	5 %	0,145	—	—

Примечание. Полужирным даны значения *r* и δ, статистически значимые на 5 %-ном уровне.

Муравьи-новички обычно пугались изменения обстановки и поворачивали в противоположном направлении; обученных бегунков сбить с верного курса зеркалом невозможно. На них не влияло и изменение картины поляризации света неба большим поляризационным фильтром.

На рис. 2 показаны результаты некоторых опытов по ориентации муравьев, которые возвращались в гнездо по платформе, параллельной стене или по повернутой платформе. Так как вход в гнездо имел небольшой вынос перед плоскостью стены, то даже при расположении кормушки на стене над входом вектор точного возврата имел составляющую в горизонтальной плоскости. Результаты проверки гипотез о возможных механизмах ориентации приведены в табл. 2. Гипотезы о движении по

Таблица 2. Проверка гипотез о механизмах ориентации у муравьев-бегунков на вертикальной стене

Положение платформы	Значение статистических параметров для гипотез о											
	движении вдоль составляющей вектора возврата			сохранении солнечного азимута			сохранении геоменотаксического курса			движении вдоль тропы		
	n	r	δ	n	r	δ	n	r	δ	n	r	δ
Вертикальное, параллельное стене	157	0,932	—5,4		—			—			—	
Горизонтальное	185	0,946	3,2	165	0,553	175		—		20	0,982	72[а] 91[б]
Вертикальное, перпендикулярное стене	73	0,422	—90,2	73	0,276	—117	73	0,261	—54		—	

Примечания: [а] — отклонение от тропы прихода на вертикальной платформе; [б] — отклонение от тропы возврата на горизонтальной платформе.

тропе проверялись при дополнительном повороте горизонтальной платформы еще на 90° вокруг вертикальной оси. Хотя все значения концентрации (длины среднего вектора) и отклонений средних векторов от гипотетических направлений статистически значимы, но средний вектор достигает высоких значений только для гипотезы движения вдоль составляющей трехмерного вектора возврата в плоскости стены или в горизонтальной плоскости; средние отклонения от гипотетических направлений исчисляются несколькими градусами. В этих положениях бегунки наблюдали всю полусферу перед стеной, или, по крайней мере, два ее верхних октанта. В сумме для двух положений $n=342$, $r=0{,}9372$, $\delta=-0{,}70\pm1{,}1°$.

Для остальных гипотез отклонения от гипотетического направления громадные, а длина среднего вектора невелика (кроме опыта с проверкой движения вдоль тропы, когда муравьи шли в верном компасном направлении, отклоняясь от тропы в соответствии с поворотом платформы). Поэтому мы можем отвергнуть гипотезы об ориентации с сохранением постоянного солнечного азимута, постоянного угла относительно вертикали на вертикальной плоскости и о движении по пахучей тропе.

Бегунки также не могли верно ориентироваться на вертикальной платформе, если наблюдали только один верхний октант ландшафта и Солнце.

Бегунки на стене дезориентировались, если ландшафтные ориентиры закрывали занавесом ($n=19$; $r=0{,}708$; $\delta=71°$).

Обсуждение. Доступные для муравьев ориентиры при движении по вертикальной стене — это запахи гнезда и следов на тропе, направление вектора силы тяжести, астрономические и местные зрительные ориентиры. Мы убедились, что бегунки и в условиях умеренного климата не приобрели средств феромонной коммуникации вне гнезда. Как их сородичи, живущие на горизонтальной поверхности, бегунки на стене спо-

собны к компасной навигации с характерными для последней свойствами: знание направления и расстояния к ненаблюдаемой цели (гнездо, кормушка) в любой момент движения по маршруту, возврат по прямой после движения по сложному маршруту, движение параллельным курсом после переноса в новое место.

На плоской вертикальной стене компасными ориентирами могут быть направление вертикали, астроориентиры, дальние местные ориентиры и в том числе общее распределение света в полупространстве над стеной: небо — сверху, земля — внизу (оптический эквивалент гравитационной вертикали).

Бегунки не пользуются вертикалью и ее оптическим эквивалентом как компасными ориентирами. При повороте вертикальной опорной поверхности на 90° вокруг вертикальной оси муравьи дезориентируются, а на горизонтальной платформе, где названными признаками невозможно воспользоваться, муравьи уверенно идут в определенном направлении. Вероятно, вертикаль как компасный ориентир, удобный на плоской стене, теряет свою универсальность при переходе муравьев на склоны и горизонтальные поверхности.

Нам не удалось показать, что бегунки на стене ориентируются по Солнцу и поляризации неба, хотя они выходят из гнезда только при прямом солнечном освещении. Видимо, в лесисто-овражистой местности, богатой заметными местными предметами, астроориентиры не играют существенной роли; кроме того, для муравьев на стене может оказаться непосильной задача учитывать видимое суточное движение Солнца против часовой стрелки (а не по стрелке, как на горизонтали).

На основании полученных данных можно заключить, что бегунки на поверхности с любым наклоном идут вдоль составляющей вектора нужного направления в плоскости опоры, если им видны оба верхних октанта оптического окружения и ориентиры в них. При переходе с вертикальной поверхности на наклонную или горизонтальную оптические ориентиры перемещаются в поле зрения до 90°, а азимуты их в плоскости опоры могут меняться до 180°. Чтобы сохранить компасную оптическую ориентацию, насекомое должно учитывать положение тела и головы в поле силы тяжести и рассчитывать то положение ориентира в поле зрения, которое нужно поддерживать во время движения по поверхности с данным наклоном.

Мардиа К. Статистический анализ угловых наблюдений.— М.: Наука.— 1978.— 240 с.

Францевич Л. И., Золотов В. В. Ориентация насекомых на склонах: Взаимодействие оптических стимулов и силы тяжести // Вестн. зоологии.— 1986.— № 1.— С. 42—47.

Францевич Л. И., Золотов В. В., Грибакин Ф. Г., Поляновский А. Д. и др. Поляротаксис у кравчиков рода Lethrus (Coleoptera, Scarabaeidae) в различных областях спектра // Докл. АН СССР.— 1976.— **226**, № 3.— С. 733—736.

Santschi F. Observations et remarques critiques sur le mecanisme de l'orientation chez les fourmis // Rev. suisse zool.— 1911.— **19**, N 13.— P. 303—338.

Wehner R., Räber F. Visual spatial memory in desert ants, Cataglyphis bicolor (Hymenoptera, Formicidae) // Experientia.— 1979.— **35**, N 12.— P. 1569—1571.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 25.04.84